

LES CHAMPIGNONS ASSOCIES AUX PLANTES SUPERIEURES

par M.-M. Kraft - Musée botanique - Lausanne

Plus que les facteurs climatiques (lumière, température, eau, vent) et que les facteurs édaphiques (nature et acidité du sol), les facteurs *biologiques* jouent un rôle de premier plan pour les champignons. Ils concernent les rapports des champignons avec le milieu qui les entoure, plus spécialement avec les espèces végétales qui les environnent.

Pourquoi les champignons n'ont-ils pas l'indépendance de la plupart des autres végétaux ? Dépourvus de chlorophylle, et de pigments assimilateurs en général, ils sont incapables de fabriquer eux-mêmes leurs aliments. Végétaux hétérotrophes, ils empruntent leur nourriture, la puisant toute préparée. Ils sont donc liés à leur garde-manger. Par leur nature physiologique et chimique, ils cherchent constamment des substances mortes ou vivantes à ronger, à grignoter, à détruire. Peu de milieux leur sont rebelles, peu d'habitats totalement exclus.

Il n'y a pas de distribution au hasard dans la nature, mais celle des champignons semble soumise à de nombreux facteurs. — Les *spores*, minuscules agents de la reproduction, portées par le vent et les eaux, peuvent rester en suspension dans l'atmosphère, être déposées sur des surfaces inattaquables (toits, routes), ou encore être mises au repos dans un sol meuble. Ces spores restent prêtes à germer dès qu'elles rencontreront des conditions favorables. En germant, elles donnent des filaments, ou *hyphes*, dont l'ensemble formera le *mycélium*. Ces mycéliums se ramifient, non loin de la surface du sol, et viennent fructifier généralement à l'air libre. Ce sont ces fructifications, ou *carpophores*, que l'on appelle vulgairement champignons.

Bien que dans une forêt ou dans une prairie, les champignons soient répartis pêle-mêle, leur mode de nutrition permet de les classer en 3 séries:

1. *Les saprophytes*, vivant sur des matières organiques inertes: bois pourri, feuilles mortes, aiguilles tombées, cônes, terreau, fumier, excréments isolés, plumes, corne, terre brûlée. Ainsi, d'après leur habitat, on distinguera les lignicoles, terricoles, arénicoles, fimicoles ou carbonicoles. On pourra aussi tenir compte de leurs exigences en eau, séparant les hygrophiles des mésophiles et des xérophiles. Ou encore on considérera si les fructifications sont épigées ou hypogées.

Les saprophytes ont des exigences plus ou moins étroites. Si on trouve des coprins sur divers excréments, on ne rencontrera jamais l'*Onygena equina* ailleurs que sur des cornes ou sur des sabots.

2. *Les mycorhiziques*, objet de notre étude, s'adaptent à une formule de compromis, proche à la fois de l'antagonisme et de l'association, ce que BOULLARD intitule les « amitiés particulières ». Le bénéfice est réciproque, le champignon aidant à vivre à certaines plantes supérieures, des arbres surtout, tout en leur empruntant de la nourriture. Il s'agit d'une symbiose externe, les hyphes du champignon pénétrant à peine dans la racine de l'arbre, et l'entourant d'un manchon de feutrage mycélien.

Les mycorhiziques peuvent l'être obligatoirement, ainsi les genres amanite, bolet, lactaire, russule, tricholome, ou facultativement, tel le *Clitopilus prunulus*.

Les mycorhizes, ou racines à champignons, existent sur les arbres résineux comme sur les arbres feuillus, mais aussi sur des plantes herbacées Mono- ou Dicotylédones, sur des fougères et des mousses. On parlera de commensalité entre ces plantes vertes et les espèces fongiques.

Les champignons peuvent se montrer exclusifs, ne s'associant qu'à un genre de plantes déterminé: *Polyporus ovinus* et *Gomphidius viscidus* avec des conifères; d'autres sont seulement préférants: *Hydnum imbricatum* vient sous les conifères de montagne, mais parfois en plaine sous les cèdres; d'autres, enfin, apparaissent polyvalents et peuvent avoir pour hôtes presque toutes les essences forestières, ainsi *Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius*, *Laccaria laccata*.

3. *Les parasites*, se développant aux dépens d'organismes vivants, le plus souvent des arbres, comme *Armillariella mellea*, *Polyporus sulfureus*, plus rarement sur des plantes herbacées.

Certains champignons peuvent être considérés comme mycophages, ainsi les *Nyctalis* sur des russules, des lactaires et des clitocybes pourrissants. Seuls des micromycètes peuvent occasionnellement se

développer chez l'homme et les animaux vivants, provoquant des mycoses.

Le parasitisme sera obligatoire ou facultatif. On trouvera aussi des semi-parasites, comme les *Stereum*, vivant sur des arbres faibles ou blessés, dans des conditions très proches du saprophytisme.

Ces 3 catégories sont d'ailleurs trop distinctes pour être exactes, et le domaine mycologique comprend une quantité d'exceptions, de cas particuliers. Tout champignon vit en état d'agressivité instable à l'égard de son support. Certaines espèces semblent pouvoir appartenir à plusieurs catégories: un champignon lignivore comme *Armillariella mellea*, parasite sur un arbre vivant, peut continuer à se développer en saprophyte sur la souche morte de ce même arbre, et sur des racines lointaines. — Le *Tricholoma terreum*, mycorhizique sous les conifères, se montre presque toujours saprophyte sous les feuillus. — *L'Ichthyophallus impudicus* pourrait selon BECKER, appartenir aux 3 groupes: saprophyte sur sable gréseux, il est parasite sur la vigne en Alsace, mycorhizique lié au bouleau ailleurs.

Dans ces facteurs biologiques, ou influences réciproques des végétaux, on peut considérer des *rappports de dépendance*: mycorhizisme et parasitisme, et des *rappports de concurrence*, compétition entre des espèces colonisant un milieu donné. Peut-être ces derniers sont-ils très importants, mais pour ce qui est des champignons, ils restent encore très mal connus actuellement.

I. — RAPPORTS DE DEPENDANCE

Nous n'étudierons aujourd'hui que le mycorhizisme. Les espèces mycorhiziques se trouvent, au point de vue biologique, classées entre les parasites et les saprophytes, aux côtés des nodosités bactériennes.

La symbiose, ou association mycorhizique, se rencontre fréquemment entre champignons et végétaux verts. D'une manière générale, on constate que le champignon suit fidèlement son support: *Boletus flavus*, le mélèze, *Sepultaria Sumneri*, les cèdres. Formant autour des racines un manchon externe continu, les hyphes pénètrent cependant dans la zone corticale des tissus racinaires, y formant un réseau visible au microscope, le réseau de Hartig. De telles mycorhizes, dites péritrophes, ou ecto-endotrophes, présentent des formes caractéristiques pour un support donné: mycorhizes simples, coralloïdes ou à ramifications dichotomiques, tuberculiformes, en collier de perles sur *Acer*.

Ces mycorhizes peuvent d'ailleurs être visibles à l'œil nu quand, dans les bois, on écarte une couche d'aiguilles ou de feuilles mortes.

Un feutrage mycélien aranéeux s'organise à proximité des jeunes plantes, au niveau de leurs fines radicelles de surface. Si les forêts en sont riches, les sols alcalins et ceux des prairies restent pauvres en espèces fongiques mycorrhizogènes.

Les champignons mycorrhiziques peuvent dériver tout naturellement des espèces banales du sol. On constate par exemple la survie et la fructification du *Boletus subtomentosus*, mycorrhizique facultatif, après abatage des arbres qui l'hébergeaient.

Mais fréquemment les champignons typiquement mycorrhiziques sont peu aptes à la vie saprophyte. Après un déboisement, la durée de survie des symbiotes est variable. Il peut se former des « refuges écologiques » capables d'abriter pendant quelques temps les espèces fongiques privées de leurs associés normaux. Les souches ligneuses constituent souvent de tels refuges. Ainsi, en Angleterre, on compte sur de vieilles souches de pin pourrissantes, bourrées de mycélium d'*Amanita muscaria* et de *Boletus leucophaeus* pour permettre la mycorrhization des jeunes bouleaux dont on repeuple les landes, et dont les racines s'infectent par ce moyen.

Partout où végétal vert et champignon se côtoient, il peut se former des mycorrhizes. Les mycologues anciens se contentaient d'admettre verbalement de telles associations, la preuve étant très difficile à administrer. Actuellement, preuve en a été faite sur le terrain. G. BECKER, dans le Doubs, raconte l'une de ses premières investigations, ayant pour objet le bolet élégant : *Boletus flavus*, qui accompagne régulièrement et exclusivement le mélèze. Prélevant un carpophore avec une carotte de terre de 15 à 20 cm de longueur, l'expérimentateur effrite délicatement la terre, en suivant le trajet des filaments mycéliens très ténus. Ils aboutissent tous à de minuscules radicelles, formant autour d'elles un feutrage visible à l'œil nu, semblable à une toile d'araignée.

Une expérience analogue sur l'*Amanita Caesarea*, ou oronge vraie, montre les racines de chêne ou de châtaignier tellement couvertes de mycélium qu'on pourrait les croire atteintes d'une véritable maladie. Cette agglomération présente l'aspect du fromage blanc, et aucun moyen ne permet de dissocier cet enchevêtrement charnu.

Les espèces mycorrhiziques comprennent la majorité des champignons supérieurs. Pour parler de mycorrhizes, il faut avoir pu mettre en évidence la corrélation obligatoire entre le végétal vert et le champignon, soit par la méthode expérimentale ci-dessus, soit au moins par la disparition du champignon lors de l'abatage de l'arbre. S'il subsiste, on le supposera saprophyte, ou peut-être mycorrhizique facultatif.

Quelles sont les influences réciproques entre plante supérieure et champignon ? Dans le sol, les racines sont entourées d'une véritable gaine de microorganismes, bactéries et champignons. Leur nombre varie avec l'âge de la plante-hôte. Ainsi, dans la rhizosphère d'une sapinière du Jura, sous de jeunes arbres de 5 ans, on trouve 200 000 colonies fongiques par gramme de sol. Sous des arbres de 15 à 20 ans, cette proportion tombe à 15 000 colonies / gramme, pour augmenter à nouveau sous des sapins de 80 à 100 ans, où on peut en dénombrer 90 000.

La profondeur de l'enracinement du végétal vert joue aussi un rôle ; sur les racines profondes se développent moins de germes qu'en surface.

L'état de santé de la plante-hôte influe également. La microflore est totalement différente sur une racine bien vivante ou sur une racine pourrissante.

Les modifications d'acidité du sol font aussi varier la végétation fongique. Une litière d'aiguilles d'épicéa contribue à acidifier le sol, le rendant plus propice au développement des champignons que des bactéries.

Quant aux interactions des microorganismes entre eux, elles constituent un monde dont nous renonçons à donner une idée en quelques lignes. Si des substances inhibitrices se trouvent dans les litières de feuilles ou d'aiguilles, qui s'opposent à la croissance de certains symbiotes, il peut, au contraire, s'y former des substances favorables, substances de croissance par exemple, qui font prospérer d'autres symbiotes.

Divers champignons antagonistes peuvent également étouffer les espèces mycorhiziques, en sécrétant des antibiotiques capables de s'attaquer aux champignons, mais nous entrons déjà dans le domaine des phénomènes de concurrence fongique.

Concernant les interactions des champignons entre eux, on peut aussi envisager qu'une espèce fongique primitive conquiert le terrain, le préparant à l'arrivée d'autres espèces. On connaît le cas de divers *Lycoperdons* qui viennent s'insérer dans des cercles de *Clitocybe geotropa*, du *Volvaria pusilla* qui s'installe dans des ronds de sorcières de *Tricholoma Georgii*. De même l'*Hygrophorus Russula*, comme le fait remarquer BECKER, se trouve toujours accompagné d'*Hygrophorus penarius*, lié au chêne. Mais la réciproque n'est pas vraie.

Le phénomène du mycorhizisme est plus générique que spécifique. Les principaux genres mycorhiziques sont *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Clavaria*, souvent, *Cortinarius*, *Hygrophorus*, *Lactarius*, *Russula* et *Tricholoma*, que nous allons rapidement passer en revue.

- *Les Amanites* peuvent être liées aux feuillus, comme l'*Amanita phalloïdes*; l'*Amanita Caesarea*, qui vient sous chêne et châtaignier sous nos latitudes, apparaît sous conifères en Amérique, exclusivement sous les pins au Mexique. De même l'*Amanita muscaria*, espèce plutôt nordique, a comme hôtes le sapin blanc ou l'épicéa, mais aussi le bouleau.

D'autres amanites sont presque indifférentes à l'hôte qui les héberge. Ainsi *Amanita pantherina*, *rubescens*, *spissa*, trouvent partout des hôtes à leur convenance.

L'*Amanita vaginata* présente plusieurs variétés, dans des habitats différents: tourbières, montagne, etc.

Dans ce groupe, certaines espèces semblent dépendre davantage du sol que de la végétation; ainsi l'*Amanita citrina* recherche les bois secs siliceux, tandis que l'*Amanita virosa* les préfère humides. L'*Amanita solitaria* et *verna* se plaisent dans les forêts calcaires.

- *Les Bolets*, comme d'ailleurs les *Gomphides*, sont tous liés à des racines d'arbres ou d'arbustes. Le *Boletus scaber* dans anciens auteurs a pu être subdivisé en deux espèces distinctes, suivant l'hôte: le *Boletus Carpini* venant sous les charmes, et le *Boletus leucophaeus* lié au bouleau.

Un cortège de bolets accompagne le mélèze: *Boletus flavus*, *viscidus*, et *cavipes*.

Le *Boletus placidus* montre un excellent exemple d'adaptation. Il y a 260 ans, il était inconnu chez nous. Introduit en 1705, avec le pin Weymouth, en provenance d'Amérique du Nord, ce beau bolet blanc apparut. Aujourd'hui encore, il est resté fidèle à son hôte, mais s'est aussi installé sur un autre pin à 5 feuilles, l'arolle.

Le *Boletus edulis* apparaît comme une espèce polyvalente, venant aussi bien sous feuillus que sous conifères, tandis que le *Boletus badius*, plus exclusif, croît sous conifères, en terrain siliceux.

- *Les Chanterelles* montrent bien comment un même champignon peut présenter plusieurs formes différentes, suivant l'hôte qu'il accompagne.

Le *Cantharellus cibarius* possède 4 formes différentes: — celle du chêne, de taille moyenne, très colorée et très précoce, — celle du charme, grêle, souvent cespiteuse, plus tardive, — celle du hêtre, plus grande, plus pâle, apparaissant 3 semaines après celle du chêne, — celle enfin du sapin, la plus tardive, à peine colorée, trapue, charnue, ayant une saveur différente à cause des résines de conifères.

- *Les Clavaires* sont, pour la plupart, mycorhiziques. Citons les clavaires de grande taille de la chênaie: le *Clavaria aurea*, comestible à l'état jeune, et le *Clavaria formosa*, rose-orangé, avec extrémités jaune citrin, provoquant des troubles intestinaux.
- *Les Cortinaires*, genre énorme et encore assez mal connu, comportent, semble-t-il, de nombreuses espèces mycorhiziques, et d'autres saprophytes.

Si le *Cortinarius decolorans* semble lié aux bois de pins, sur sol siliceux, beaucoup d'autres espèces, comme *Cortinarius violaceus*, *cliduchus*, *glaucoopus*, viennent dans les forêts mixtes ou dans celles de feuillus. D'une manière générale, on remarque que les champignons mycorhiziques venant dans les bois de feuillus sont beaucoup plus difficiles à préciser que ceux sous résineux, la plupart de nos forêts de feuillus étant, en réalité, des forêts mixtes, alors que celles de conifères représentent des peuplements purs.

Le *Cortinarius largus*, belle espèce robuste des bois de feuillus sur sol siliceux, possède un analogue sous les conifères de montagne sur sol calcaire, le *Cortinarius variicolor*, très affine.

Le *Cortinarius praestans*, ou cortinaire de Berkeley, géant du genre, vient exclusivement sous les hêtres, en terrain calcaire.

- *Les Hébelomes*, dont l'écologie est voisine de celle des cortinaires, ne croissent guère sous les arbres, mais se contentent des racines des moindres buissons.
- *Les Hygrophores* forment un genre entièrement mycorhizique, bien connu grâce aux travaux de BECKER.

L'*Hygrophorus marzuolus*, premier de la saison printanière, croît dans les sapinières de montagne, mais aussi en Afrique du Nord, sous le cèdre atlantique.

Les espèces praticoles, mycorhiziques de l'herbe, sont d'autant plus nombreuses que la prairie est plus ancienne et plus naturelle. Le terrain qui leur est favorable se reconnaît à l'apparition de mousses, signe d'acidification de surface, pH 5, 6-6. On trouve alors *Hygrophorus conicus*, *niveus*, *puniceus*, qui disparaissent immédiatement si la prairie reçoit un engrais relevant l'alcalinité. Si le mycorhizisme est difficile à prouver avec les plantes herbacées, on relève pourtant un parallélisme constant entre l'abondance de la végétation herbacée, la luxuriance de l'herbe et l'abondance de la végétation fongique. La vitalité des hygrophores reste continuellement en dépendance de celle de l'herbe.

L'*Hygrophorus psittacinus*, espèce prairiale en Europe, pousse en Amérique du Nord sous la fougère impériale.

L'*Hygrophorus penarius*, lié au chêne, peut fructifier tous les ans, mais apparaît en nombre prodigieux les années de glandée totale, soit tous les 10 ans environ, mettant en évidence les relations du champignon avec son hôte.

- Les *Lactaires*, tous mycorrhiziques, peuvent souvent être déterminés grâce à leur support. Sur 41 espèces indigènes, 12 sont liées aux feuillus ordinaires, 19 aux conifères, 10 aux aulnes, saules et bouleaux.

Si le *Lactarius deliciosus* recherche les bois de conifères, le *Lactarius sanguifluus*, plus méditerranéen, ne vient que sous les pins. Le *Lactarius vellereus* apparaît sous les feuillus en général, tandis que le *Lactarius volemus* recherche spécialement les hêtraies.

Mais ici, l'habitat permet parfois à coup sûr de distinguer une espèce de sa voisine, ainsi le *Lactarius zonarius* se trouve sous feuillus, en plaine, et le *Lactarius insulsus*, en apparence très voisin, vit dans les bois mixtes ou de conifères, en montagne. Le *Lactarius porninsis*, plus orangé que les précédents, est spécial aux forêts de mélèzes.

Le *Lactarius acris* vient sous les hêtres, sa forme *pterosporus* sous les charmes, tandis que les *Lactarius lignyotus* et *picinus* sont associés aux conifères, et *Lactarius fuliginosus* à la chênaie.

Le *Lactarius lilacinus* n'abandonne jamais les aulnes.

- Les *Russules* permettent d'établir des relations analogues à celles des lactaires, mais étant moins exclusives, elles sont du même coup moins instructives !

Le *Russula cyanoxantha*, la très commune charbonnière, semble indifférente à son support, surgissant en abondance après les pluies orageuses de fin d'été. — Le *Russula emetica* possède plusieurs formes, variables avec leur support : forme *fageticola* sous les feuillus, *pineticola* sous les conifères, pour ne pas citer les formes alpine, des marais, etc.

Le *Russula ochroleuca* est également très polymorphe, de saveur plus ou moins âcre suivant son habitat.

Le *Russula alutacea*, de teinte rouge tournant au vert olive, lié au hêtre, est proche du *Russula integra*, pourpre-brun, qui ne vient guère que dans les bois résineux de montagne.

Le *Russula sardonia*, commun dans les bois de pins de plaine, ne

doit pas être confondu avec le *Russula Queleti*, qui croît généralement dans les forêts d'épicéa de montagne.

- Les *Tricholomes* forment également un genre mycorhizique, tandis que des genres très voisins, *Lyophyllum*, *Melanoleuca*, *Rhodopaxillus* sont tous saprophytes.

Le *Tricholoma equestre* est lié aux conifères, tandis que le *Tricholoma Columbetta* se rencontre sous chêne, en terrain siliceux.

Le groupe du *Tricholoma terreum* est plutôt lié aux conifères, celui du *Tricholoma saponaceum*, aux feuillus. Quant au *Tricholoma portentosum*, il possède deux races, l'une liée aux feuillus, l'autre aux résineux.

Le *Tricholoma Georgii*, espèce printanière des pâturages, haies et lisières, est probablement mycorhizique, mais on ignore encore son support.

Le *Tricholoma rutilans* fait exception. Il vit en saprophyte et lignicole sur des débris de bois plus ou moins décomposés.

Peut-on connaître, à priori, les végétaux contenant des mycorhizes, et ceux qui en sont dépourvus ? Les différents groupes de végétaux verts peuvent en posséder. Il existe des mycorhiziques parmi les mousses, les fougères, l'herbe, mais surtout les essences ligneuses.

Mais les mycorhizes ecto-endotrophes s'installent-elles sur les racines de n'importe quel arbre ? Un examen montre que les champignons mycorhizogènes sont presque exclusivement liés aux arbres sociaux, c'est-à-dire capables de former des peuplements complets, non mélangés. Ce seront, pour l'Europe occidentale, les conifères, le hêtre, le chêne, le charme, le tremble, l'aulne. Sur une seule racine de pin, on a pu dénombrer 16 espèces différentes de champignons mycorhiziques !

On ne rencontre au contraire que peu ou pas d'espèces mycorhiziques sur des essences croissant isolées ou mélangées : tilleuls, frênes, platanes, marronniers, ifs, cyprès, acacias. A première vue, on pourrait croire que les morilles font exception, qui croissent sous les frênes et les ormes. Mais il faut les considérer comme des saprophytes, recherchant plutôt des milieux riches en sucre et en azote qu'une véritable association avec les racines de l'arbre.

A une même essence forestière peuvent s'associer diverses espèces de champignons, et réciproquement, d'une manière générale, un champignon déterminé peut infecter les racines d'hôtes plus ou moins variés.

Notons encore que les espèces fongiques sont souvent liées non seulement à une essence forestière, mais à un âge de cette essence. L'*Armillariella imperialis*, par exemple, est liée à l'épicéa adolescent, planté

sur sol vierge calcaire. Mais l'épicéa acidifie rapidement le sol, épuisant la chaux, accumulant une litière d'aiguilles dont le pH tombe à 5. Dès lors, l'armillaire disparaît. — De même, le déplacement des faux-cercles se produit en fonction de l'avance ou du recul de la forêt, le mycélium du champignon se maintenant le plus souvent au niveau des jeunes racines, et abandonnant les grosses.

Si l'on n'est pas parvenu, sur le terrain, à mettre en évidence l'association des radicelles de l'arbre avec le mycélium des champignons, *comment être sûr que l'on a affaire à des espèces mycorhiziques ?*

On peut remarquer d'abord une activité parallèle des mycéliums mycorhiziques et des végétaux chlorophylliens qui les hébergent. Pour les feuillus, on constate que la date de fructification des champignons se situe en moyenne un mois avant la chute des feuilles (septembre sous nos latitudes). Cela coïncide avec le moment où les arbres constituent leurs réserves. A l'entrée de l'hiver, les matières nutritives élaborées par les feuilles sont stockées dans les bourgeons et dans les racines qui deviennent blanches et charnues, pour se vider de leur contenu au printemps suivant. C'est vraisemblablement au moment où l'apport de sève des feuilles vers les racines est suspendu que les carpophores apparaissent, le champignon fructifiant précisément à cause de cette rupture du rythme végétal de l'arbre. On sait, en effet, que la fructification représente, pour le champignon, un moyen de défense, correspondant à des moments de misère physiologique, ce que HEIM appelle « la fructification par la souffrance ». A la chute des feuilles, quand il y a arrêt total du mouvement de la sève, les mycéliums sont paralysés.

Chez les conifères, à aiguilles persistantes (mélèze excepté), le processus est différent. Les mycéliums peuvent subsister et fructifier parfois jusqu'aux premières gelées hivernales. Les forêts de résineux sont le dernier refuge des champignons mycorhiziques qui sont tenus à l'abri par le couvert d'aiguilles, et dans un terreau souvent épais. Dans le calendrier mycologique, les bois de conifères sont donc les derniers en date à permettre des récoltes.

Remarquons que les espèces fongiques saprophytes sont beaucoup plus indépendantes de la saison que les mycorhiziques, et peuvent subsister en automne bien au-delà de la chute des feuilles. Ainsi certains genres saprophytes séparés des Tricholomes: *Lyophyllum*, *Melanoleuca*, *Rhodopaxillus*, peuvent persister beaucoup plus longtemps sur le terrain que les tricholomes eux-mêmes, malgré une morphologie très voisine.

Quel est le rôle que les champignons mycorhiziques jouent pour leur hôte ? Une remarque préliminaire s'impose : la limite n'est pas nettement tranchée entre parasitisme et symbiose. En principe, le parasite prend tout et ne donne rien, tandis que dans la symbiose, chacun trouve son compte. Mais de telles affirmations sont trop schématiques, et il y a toute une gamme de cas particuliers où l'un des partenaires donne beaucoup et emprunte peu, où l'un est la victime et l'autre l'accapareur... cela n'est pas si facile à démêler !

Pourtant actuellement on pense que les champignons commensaux ont une grande importance pour leur hôte, et que l'arbre qui les héberge a tout à y gagner, puisque les mycorhiziques puisent leur nourriture au niveau des racines, sans pour cela altérer la vie des plantes vertes auxquelles ils sont liés.

L'influence bénéfique des champignons mycorhiziques a été longtemps méconnue. Dorénavant, et de plus en plus, la phytosociologie forestière devra tenir compte de telles associations, et les utiliser. Des recherches dans ce domaine sont poursuivies aux U.S.A., en U.R.S.S., plus récemment en Autriche et en France. D'une manière générale, on remarque que les forêts riches en champignons sont les plus prospères. Souvent on peut parler d'association obligatoire entre le champignon et l'essence forestière, certains champignons n'étant d'ailleurs liés qu'à la jeunesse des arbres.

Ce sont aux jeunes arbres que le champignon apporte un véritable secours. Pratiquement, dans les procédés de reboisement, on peut introduire du terreau de forêt dans les jeunes plantations, pour apporter immédiatement aux jeunes arbres des mycorhizes. On peut aussi inoculer dans le sol des pépinières des microorganismes choisis. Enfin, selon la tendance actuelle, on peut établir des pépinières sous le couvert clair d'arbres de la même espèce, où les jeunes arbres se mycorhizent spontanément, ce qui se produit dans les plantations naturelles. Une expérience faite sur de jeunes épicéas montre une croissance annuelle de 2 cm sans mycorhizes, et de 18 cm avec mycorhizes. Cela suffit à montrer que la symbiose est souhaitable, même dans les cas où elle n'est pas une condition sine qua non du développement.

Ailleurs, la symbiose est obligatoire. De jeunes plants de mélèze ne peuvent, pour prospérer, se passer de leur commensal mycorhizique, le *Boletus flavus*.

Le mycorhizisme constitue également une association utile aux végétaux verts des terrains acides et des sols sablonneux. La plupart des plantes de marais tourbeux sont connues pour contenir des mycorhizes

dans leurs racines. Le phénomène est spécialement net dans les sols pauvres en azote et en phosphore. Il est donc probable que, d'une manière ou d'une autre, le champignon contribue à fournir ces substances aux végétaux chlorophylliens.

Dans les dunes, le pin est capable de coloniser les terrains sableux grâce aux mycorhizes et à leur pouvoir nitrifiant. On peut, en effet constater que les arbres les mieux pourvus en mycorhizes sont capables de coloniser les milieux les plus ingrats. Ainsi le pin, implanté dans un sol nu, constitue peu à peu une litière dans laquelle s'établit une végétation herbacée spéciale: Orchidées, Monotropées, Pyrolacées, toutes richement pourvues en champignons symbiotiques. L'influence améliorante ne se manifeste donc pas uniquement pour une essence donnée, mais aussi pour les plantes du voisinage.

On peut encore se poser la question: *la nature mycorhizique d'un champignon est-elle obligatoire ?* Il ne semble pas qu'à l'heure actuelle une réponse générale puisse être donnée à cette question. Pourtant quelques cas d'espèces peuvent faire croire à l'affirmative. Ainsi le *Clitopilus prunulus*, mycorhizique des feuillus: hêtre, chêne, charme, tremble, peut s'adapter à un état saprophytique si l'humus mis à sa disposition est riche et abondant. On aurait alors affaire à la forme plus fragile, le *Clitopilus orcella*... mais tous les auteurs ne sont pas d'accord !

De même le *Tricholoma terreum*, mycorhizique sous les conifères, semble rester saprophytique sous les feuillus où aucune association du mycélium avec les racines n'a pu être mise en évidence.

D'une manière plus générale, les mycologues ont pu remarquer que de nombreux groupes de champignons, toujours saprophytes ou mycorhiziques dans les régions tempérées, s'adaptent à la vie lignatile dans les contrées silvestres chaudes où la couche humique, quasi inexistante, est décomposée presque instantanément. C'est le cas de nombreux agarics, bolets et russules.

Dans un même domaine climatique, les exemples de l'*Amanita Caesarea* mycorhizique sous chêne et châtaignier en Europe, sous pins au Mexique, de l'*Hygrophorus marzuolus* venant chez nous dans les sapinières de montagne, et en Afrique du Nord sous le cèdre atlantique, montrent une certaine plasticité du champignon, une adaptabilité aux conditions qui lui sont offertes. Comme les champignons ne sont jamais autotrophes, il n'y a pour eux qu'une alternative: s'adapter ou disparaître.

Rappelons encore que des genres très voisins peuvent être soit mycorhiziques, soit saprophytes. Si l'on n'a pas pu mettre à jour les mycorhizes, la seule manière de le prouver est la réaction du champignon à la disparition des arbres. Ainsi la coupe d'une sapinière amène la fuite massive, rapide et totale, des amanites, bolets, hygrophores, lactaires, russules, tricholomes, tous mycorhiziques, tandis que les agarics, clitocybes, lépiotes, melanoleuca, rhodopaxilles, volvaires, saprophytes, continuent à fructifier comme si rien ne s'était passé.

II. — RAPPORTS DE CONCURRENCE

Y a-t-il une compétition entre les champignons colonisant un milieu donné, entre ceux formant des mycorhizes avec des essences données ? Cela paraît aujourd'hui certain, mais ces rapports sont encore mal connus.

Si 16 espèces fongiques différentes peuvent coloniser une seule racine de pin, c'est dire que les champignons sont tolérants, et ne provoquent pas forcément la mort de leurs concurrents.

On peut envisager que des substances inhibitrices racinaires, produites dans la rhizosphère par des végétaux verts, peuvent s'opposer à la croissance de certains champignons, symbiotes ou saprophytes.

Si certains microorganismes produisent des substances de croissance, des acides aminés, qui peuvent être bénéfiques pour les champignons, des micromycètes antagonistes existent également, produisant des antibiotiques capables de détruire les mycorhizogènes. Le cas est connu du *Trichoderma viride* luttant victorieusement contre l'armillaire: *Armillariella mellea*.

Il est facile aussi de se représenter que certains champignons ubiquistes, peu exigeants pour leur nourriture, plastiques quant à leur support, résistant à des conditions climatiques et édaphiques variées, ont plus de chance de prendre le dessus, et d'éliminer de certaines régions les espèces fongiques plus exigeantes, ou qui se trouvent à la limite de leur aire de répartition. Ainsi au Montet sur Bex, et dans une station du Bois d'Apples, on a constaté que l'*Amanita Caesarea* était chassée par l'apparition massive de *Lactarius piperatus*. On peut d'ailleurs se demander s'il s'agit d'une véritable concurrence, ou si cela correspond simplement à une modification des conditions écologiques de la région.

Par ailleurs, on pourrait certainement constater l'existence d'un antagonisme parasitaire, certains champignons drainant à leur profit toutes les matières nutritives d'un support.

En conclusion, on constate de nombreux rapports entre champignons et végétaux verts. Dans les cas du mycorhizisme, la présence de l'associé fongique est fort heureuse pour son hôte, même si les services rendus ne sont pas absolument gratuits. Cette symbiose, bénéfique autant pour le champignon que pour la plante qui l'héberge, semble être le type de l'association à bénéfices réciproques dont les auteurs nous entretiennent si volontiers.

BIBLIOGRAPHIE

- BECKER, G.: *Observations sur l'écologie des champignons supérieurs*. Rodez 1956.
BECKER, G.: *La vie privée des champignons*. Paris 1952.
BOULLARD, B. et MOREAU, R.: *Sol, microflore et végétation*. Paris 1961.
BOURDOT, H. et GALZIN, A.: *Hyménomycètes de France*. Sceaux 1927.
FAVRE, J.: *Les associations fongiques des Hauts-Marais jurassiens*. Berne 1948.
FAVRE, J.: *Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc national suisse*. Liestal 1955.
HEIM, R.: *Les champignons d'Europe*. T. I et II. Paris 1957.
KONRAD, P. et MAUBLANC, A.: *Les Agaricales*. T. I et II. Paris 1948 et 1952.
MAUBLANC, A.: *Les champignons de France*. 2 vol. Paris 1956.

LES SCIENCES DU QUATERNAIRE, UN EXEMPLE DE COLLABORATION DE PLUSIEURS DISCIPLINES

par Marcel Burri, géologue

L'étude du Quaternaire intéresse de nombreuses sciences, tant par ses méthodes que par ses résultats: géologues, botanistes, zoologues, océanographes, climatologues, astronomes, archéologues et anthropologistes peuvent être amenés à collaborer plus ou moins étroitement. Chaque « spécialiste » est bien obligé de se mêler un peu du travail de ses voisins, quand ce ne serait que pour en comprendre le langage, sans toujours saisir les difficultés, les limites et les nuances des disciplines étrangères. De cette situation sont nés de nombreux malentendus: il est parfaitement normal que deux géologues ne soient pas du même avis sur le nombre des glaciations; mais ce qui est regrettable, c'est que leurs positions respectives soient mal comprises par leurs collègues et souvent érigées en dogmes.